云 南 植 物 研 究 1998, 20 (4): 445～452
Acta Botanica Yunnanica

传粉对杭州石荠苎（唇形科）结实的影响*

周世良 潘开玉 洪德元
（中国科学院植物研究所系统与进化植物学开放研究实验室，北京 100093）

摘要 杭州石荠苎（*Mosla hangchouensis* Matsuda）自交亲和，人工自花授粉、同株异花授粉和异花授粉的结实没有明显差别。杭州自然居群中新开花朵的调查没有发现闭花传粉现象，原因是花药和柱头之间存在空间隔离和发育上的时间隔离。这些隔离使昆虫成为花粉传播的必要媒介，结实从而取决于传粉昆虫的活动。对比研究发现，传粉对结实有极显著的影响（F＝71.606），而花朵在花序中的位置对结实不存在显著的影响。杭州石荠苎自然居群的传粉强度小于北京实验居群，结实率也显著低于北京实验居群。在杭州自然居群中，早花植株的传粉强度小于正常花期植株的传粉强度，在结实上也有极显著差别。自然居群和实验居群除传粉强度不同外，传粉昆虫的传粉效率也有明显的差别。实验居群的传粉昆虫是效率高的蜜蜂，其个体数量占有绝对优势；而自然居群高传粉效率的昆虫非常少见，主要传粉昆虫是效率较低的淡脉隧蜂，且不到访花昆虫的一半。作者认为，杭州石荠苎的结实受传粉强度和传粉昆虫的传粉效率的限制。针对与结实有关的传粉效率问题，作者提出“有效传粉”的概念，即在柱头的可接受期内有足够多的有活力的花粉到达柱头才能保证结实达到最大。

关键词 杭州石荠苎，传粉，结实
分类号 Q 944，Q 943

Pollination Intensity-and Pollination Efficiency-Dependent Nutlet Set of *Mosla hangchouensis* (Labiatae)

ZHOU Shi－Liang PAN Kai－Yu HONG De－Yuan
(*Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany*, *Institute of Botany*, *The Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100093)

Abstract *Mosla hangchouensis* Matsuda is an endangered species distributed along the coastal areas of Zhejiang Province. We studied the pollination intensity, pollinators' efficiency and nutlet set in a natural population in Hangzhou and an artificial population in Beijing Experimental Garden of our Institute to test the hypothesis that nutlet set is dependent on pollination intensity and pollinators' efficiency. Although this species is self－compatible, careful examination on stigmas of virgin flowers revealed that no stigma was pollinated before corolla opening due to the spatial isolation between stigmas and anthers. This indicated that nutlet set is dependent on pollinators. Hand pollination experiment in the natural population showed close nutlet set between self－pollination, geitonogamy and cross－pollination. Significant effect of pollination intensity on nutlet set was found by the analysis of variance of nutlet set($F = 71.606$ * * *, $P < 0.01$). To determine the dependence of nutlet set on pol-

* 国家自然科学基金 39670057，39391500 和中科院生物区系与分类特别支持费资助项目
1998－02－16 收稿，1998－05－19 接受发表

lination intensity, we compared the nutlet set of three populations with different pollination intensity. 1) Artificial population with intensive pollination: the pollinators were honeybees, and the nutlet set was the highest (> 90%). 2) Hangzhou natural population of normal flowering phenology with lower pollination intensity: the major pollinators were *Lasioglossum*, the nutlet set was lower(45% ~ 73%). 3) The same population as 2) but composed of early flowering individuals: the pollination intensity and the nutlet set(18% ~ 58%) were the lowest. The difference in nutlet set between three kinds of pollination intensity was statistically significant ($P < 0.01$). On the contrary, the position of flowers on inflorescence had no significant effects on nutlet set. The highest nutlet set of artificial population might also be attributable to the pollination efficiency of pollinators. Pollinator whose body was hair rich and body size matched well with corolla width (such as honeybees or *Amegilla zonata*) took more pollen grains away and has higher probability to pollinate the stigmas by one visit to virgin flowers than small pollinators such as *Lasioglossum*.

Key words *Mosla hangchouensis*, Nutlet set, Pollination

植物的结实近来得到了广泛的重视，许多研究着力于揭示影响结实率的内外因素，如植株所处居群的情况、个体的基因型、花朵的空间位置、花朵在花期中的时间位置、营养生理与资源分配、传粉的限制和动物的破坏等（如 Guitian *et al*, 1996; Byers, 1995; Zimmerman and Pyke, 1988; Sutherland, 1986; Garwood and Horvitz, 1985; McDade and Davidar, 1984)。类群不同，主导影响因素及其作用强度也可能不相同。对花粉必须经传粉媒介才能到达柱头的物种来说，传粉媒介对结实是至为重要的（Karoly, 1992; Johnston, 1991; Koptur, 1984; Snow, 1982)。传粉成功与否一方面取决于物种的交配系统特点，另一方面与植物的生物学特性（如花期等）和传粉媒介的传粉效率以及传粉强度等密切相关。杭州石荠苎（*Mosla hangchouensis* Matsuda）是我国特有的濒危植物，周世良等（1996）报道了杭州石荠苎与传粉生物学有关的花部形态特征的变异、繁育系统的基本特点、昆虫的日活动时间和传粉强度等。本文着重分析传粉对杭州石荠苎结实的影响，通过对比试验检验“传粉限制是制约杭州石荠苎结实的主要因素”这一假设，具体回答如下问题：1）杭州石荠苎在不同传粉状况下的结实情况；2）闭花传粉在自然居群中的重要性；3）不同昆虫传粉效率的差别；4）传粉强度与结实的关系。

1 材料和方法

1.1 实验和观察地点

杭州葛岭是杭州石荠苎的模式产地，1995 年和 1996 年 2 个开花季节的自然居群的野外观察和实验操作在这里进行，居群的生态特点参见周世良等（1996)。传粉生物学观察限制在从中选择的一片（patch)，植株密度为 47.7 株/m^2，植株之间接近均匀分布。北京实验居群用 1994 年底从杭州采集的小坚果播种建立，实验居群的密度很大，植株完全覆盖地面，开花时节，实验基地附近有放养的蜜蜂，传粉强度很大。

植株顶端花序的发育时间相差不大，发育程度接近，具有可比性。调查统计时以植株和节为单位，不同花序从基部到顶端相同序号的节被看作发育上是同时的。不同花序的长短有差别，每花序只统计 10 个节，早花植株只统计 7 个节。当分析节间结实率差异时，只

选用那些具有10个节以上的花序。为了消除生理因素可能带来的影响，节与节之间的差异只比较前5个节之间的差异（Q检验）。统计数据是每节的小坚果数（最多为8），经平方根变换后作方差分析和多重比较。结实差异的方差分析采用两因素有交互的分析方法，因素一有两种情况的3个划分：1）杭州自然居群：当绝大多数植株将要开花时，个别植株已接近盛花期。花期不同，传粉昆虫活动频繁程度不同。根据这种花期不同划分为早花植株和正常花期植株两种类型。杭州自然居群的传粉强度低，高效率的传粉昆虫区系数量少。2）北京实验居群：有很强的传粉强度，而且传粉昆虫是效率高的蜜蜂。因素一的显著性反映传粉强度和传粉效率对结实的影响。因素二是花朵在花序中的位置，即节与节之间的差异。

1.2　自然居群的人工授粉和闭花传粉的抽样调查

为了确定不同的花粉来源对结实可能的影响，我们在杭州葛岭自然居群进行3种组合的人工授粉：(1)异株授粉；(2)同株异花授粉；(3)同株同花授粉（自交）。异花授粉时，花药接近开裂的花蕾去雄后套袋，次日授粉，第3日补授一次，确保授粉成功；同花授粉时，新开花朵的花粉直接转授到柱头。授粉后的花朵立即套袋，花柱枯萎后去掉纸袋。对自交可亲和的物种来说，闭花传粉的比例越大，传粉昆虫的重要性就越小。自然状况下传粉不经过昆虫就到达柱头的唯一途径是闭花传粉。闭花传粉通过检查刚开花朵的柱头位置、花药开裂状况和柱头上有无花粉粒来推断。

1.3　自然居群传粉昆虫的传粉效率

传粉效率采用调查新开花朵被不同昆虫采访一次后花药丧失花粉和柱头获得花粉粒的办法。花粉丧失和柱头获得花粉均用定性描述。昆虫带走的花粉越多，被授粉的柱头数量越多，昆虫的传粉效率就越高。

2　结　果

2.1　3种不同的传粉条件下的结实水平及其差异

方差分析结果表明，传粉对结实有极显著的影响（表2)。进一步比较表明，3种情况彼此之间的差异均达到极显著的程度（表3)。第一种情况是自然居群中的早花植株。这类植株的盛花期是其他植株即将开花的时节。当大多数个体处于盛花期时，这类植株已接近末花期。这类植株由于花期偏早，花朵稀少，对传粉昆虫的吸引力低，传粉昆虫少，传粉强度低，结实率显著低于正常花期的植株。第二种情况是自然居群中的正常花期植株，这类植株的平均结实率为45%~73%，个体之间的差异明显。这类植株的结实率显著高于早花植株，也显著低于北京实验居群的结实率。第三种是高传粉强度的北京实验居群。当地花期与杭州基本相同，因为实验居群附近有放养的蜜蜂，传粉强度很大，蜜蜂常因为开放的花朵没有花粉和蜜可采而强行扒开将要开放的花朵。实验居群植株的4个胚珠几乎全部能发育为小坚果，且花序之间的差异也不象自然居群中的大（表1)。实验居群与自然居群除传粉强度差异大之外，总的来说，实验居群的传粉昆虫蜜蜂的传粉效率也较自然居群的高（参阅下文)。相比之下，花朵在花序中的位置对结实没有显著的影响，虽然直观上早花植株花序由下向上结实逐渐增加，这种差异被正常花期植株微小的差异和实验居群没有差异所掩盖。两因素的交互效应对结实更是微不足道的，可见传粉是主导因素。

2.2 自然居群的人工受粉和闭花传粉的可能性

在以前的研究中（周世良等，1996），我们就发现了杭州石荠苎自交亲和。为了进一步证明其繁育系统和检验自然居群中闭花传粉的可能性和普遍性，我们进行了闭花传粉的抽样调查和3种组合的人工授粉，即自花授粉、同株异花授粉、异株授粉，3种组合人工授粉的结果表明，胚珠发育率和结实率均较高，且没有明显的差别（表4）。自花授粉的高成功率表明自然居群中如果存在闭花传粉就有可能结实。然而在自然居群中随机抽取的21朵新开花雌雄蕊发育状况的调查发现，21朵花的42个柱头没有一个粘有花粉粒，柱头内藏占14.3%，到花冠筒上唇裂口的占47.6%，伸出花冠筒外的占30.1%；71.4%的花朵的两个柱头处于并拢状态，尚无受粉能力，同时也减少与花药接触的可能性。虽然花药均已开裂，但有花粉散出的只占4.8%。这些数字表明，绝大多数花朵的花药和柱头之间有空间隔离，柱头高出花药的位置，闭花传粉不可能频繁发生。

表1 杭州自然居群和北京实验居群的小坚果发育率（每节2花发育的小坚果数±标准差）A：北京实验居群；B_1：杭州自然居群正常花期植株；B_2：杭州自然居群早花植株。括号内的数字为计数的花序数目

Table 1 Average nutlet set per nude (two flowers: mean ± SD) from A) Beijing experimental population with intensive pollination; B_1) Hangzhou natural population of normal flowering phenology with relative lower pollination intensity; B_2) Hangzhou natural population of early flowering phenology with lowest pollination intensity. The numbers in parenthesis are the inflorescence examined.

Nude	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1) A	7.575 ±1.070 (40)	7.650 ±0.527 (40)	7.625 ±1.041 (40)	7.600 ±0.768 (40)	7.405 ±1.126 (37)	7.314 ±1.469 (35)	7.360 ±1.091 (25)	7.650 ±0.654 (20)	7.818 ±0.386 (11)	7.500 ±0.763 (6)
2) B_1	3.588 ±2.680 (34)	4.588 ±2.613 (34)	5.706 ±2.538 (34)	5.382 ±2.401 (34)	5.000 ±2.910 (34)	5.823 ±2.332 (34)	5.353 ±2.274 (34)	5.323 ±2.631 (34)	5.219 ±2.497 (32)	5.555 ±2.529 (27)
3) B_2	1.482 ±2.121 (56)	2.321 ±2.376 (56)	2.782 ±2.549 (55)	2.981 ±2.638 (53)	3.070 ±2.790 (43)	3.926 ±2.840 (27)	4.636 ±2.756 (22)			

表2 不同地点、不同花期、花序不同位置及其相互作用对结实率影响的方差分析表

Table 2 Analysis of variance to investigate the effects of potential factors on nutlet set. For detailed explanations see the text.

Sources of variation	DF	SS	MSS	F
1) Pollination (P)	2	37.136	18.568	71.606***
2) Nudes (N)	4	1.493	0.373	1.439
3) P×N	8	0.849	0.409	0.409
4) Error	75	19.448	0.259	
5) Total	89	58.926		

表3 3种不同传粉强度下结实差异的相互比较

Table 3 Comparisons of nutlet set between three populations of different pollination intensity.

Comparison combination	$Q_{0.01}(2, 75) = 0.4513$
A vs. B1	5.603***
A vs. B2	9.382***
B1 vs. B2	3.779***

2.3 昆虫的传粉效率

就花粉的转移而言，熊蜂（*Bombus* spp.）、蜜蜂（*Apis* spp. L.）、土蜂（*Scolia* sp.）和绿条无垫蜂（*Amegilla zonata* L.）的个体大，体毛丰富，因而具有较高的传粉效率，但数量很少。绿条无垫蜂采访过的8朵新开花，有5朵的柱头被授粉（表5）。相比之下，淡脉隧蜂（*Lasioglossum* spp.）的体型较小，传粉效率也较低，但数量较多，它不仅访花频率高，而且携带花粉能力较强，经它采访的花朵花粉失去多，柱头获得花粉的机会大，是最主要的传粉昆虫。上海淡脉隧蜂（*L. simplicior* Ckll.）采访的11朵花，约63.6%的药室被光顾，约18.7%的柱头被授粉（表6）。叶舌蜂（*Hylaeus* spp.）虽然数量多，采访过的花朵也有花粉丧失，但这类昆虫主要采食花粉而很少收集花粉，柱头获得花粉的机会小。蝶类仅吸食花蜜，其卷须携带花粉的能力更弱（表5）。

表4 3种人工授粉的效果比较

Table 4 Ovule development and nutlet set for hand pollination treatments in Hangzhou natural population of *Mosla hangchouensis*

Treatment	N	Ovule development (%)	Nutlet set (%)
a) self－pollination	37	85.1	83.8
b) Geitonogamy	30	75.8	72.5
c) Cross－pollination	25	80.0	77.0

3 讨 论

3.1 传粉昆虫在结实中的重要性

对自花传粉的类群来说，传粉可直接通过柱头和花药的接触而实现，就结实而言，并不需要昆虫的参与，尽管昆虫的偶尔参与对居群的遗传结构可能造成很大的影响。然而花粉必须借助于昆虫才能到达柱头的类群，昆虫对结实是至为重要的，杭州石荠苎的杭州居群便是如此。虽然该居群自交可亲和，自交和异交在结实上没有明显的差别，且自交的结

表5 新开花朵被采访一次后花药花粉散失和柱头获得花粉粒调查

Table 5 One visit to virgin flowers: pollen taken away from anthers and stigma pollinated.

visitor flower N	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Amegilla zonata	+	+	+!	+!	+!	+!	+!	+						
Hylaeus sp.									+	+	−	#		#
Butterfly				−	−	−	−						−	

注：－：花粉无；＋：花粉损失少量；#：花粉损失1/2；!：柱头有花粉

Note: − no change; + pollen last a little; # nearly half of pollen taken away; ! stigmas pollinated.

表6 新开花朵被上海淡脉隧蜂采访一次后花药花粉散失和柱头获得花粉粒调查

Table 6 *Lasioglossum simplicior*'s one visitation to virgin flowers: anther loculi visited and stigmas pollinated.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
anther loculi visited/flower	3	2	1	4	3	1	4	1	1	4	4
stigmas pollinated	−	!	−	−	−	−	−	−	−	!!	!

注 －：柱头无花粉；!：一个柱头有花粉；!!：两个柱头均有花粉

Note: − unpollinated; ! one stigma pollinated; !! both stigmas pollinated.

实率反而略高于异交的结实率，但在自然居群中，开花之前实现传粉的现象非常罕见，不经昆虫传粉而实现传粉的也只占很小的比例（周世良等，1996）。究其原因，一方面是因为雌雄蕊在发育上有轻微的不同步，即柱头在开花后才有接受能力；另一方面是因为花药和柱头之间的空间隔离。显而易见，杭州石荠苎的结实很大程度上取决于昆虫的传粉。

3.2 影响杭州石荠苎结实的因素

杭州石荠苎北京实验居群、杭州自然居群早花植株和正常花期植株3种情况结实的极显著差异，虽然不排除生理等其他方面的原因，但从同为自然状态下的早花植株与正常花期植株之间的显著差异、自然居群中个体之间差别较大而实验居群个体之间的差别较小（表1）三方面推断，传粉强度和昆虫的传粉效率是首要因素，花期的影响也可以从传粉强度和传粉效率两方面得到解释。

3.2.1 传粉强度　杭州石荠苎北京实验居群、杭州自然居群早花植株和正常花期植株3种情况下，与结实有关的最明显的差别是传粉强度的不同。早花植株开花时，居群的花朵稀少，不足以吸引大量昆虫参与传粉，传粉强度低，类似的现象在其它类群中也有报道（Byers，1995；Husband and Barrett，1992；Jennersten，1988）。另一方面，杭州石荠苎的传粉昆虫是相对专一的，最重要的是淡脉隧蜂属的种类。这类昆虫开始活动或从其他植物转移到杭州石荠苎上来有季节性，早花个体的开花时节不在主要传粉昆虫的最大活动季节内，传粉强度相对就低。北京实验居群很高的传粉强度是因为附近有非自然的蜜蜂群体。九月的北京，花朵并不丰富，没有很多花朵与杭州石荠苎竞争传粉者，所以传粉强度大，结实率高。杭州石荠苎的花朵寿命一般只有一到两天，这与当时的空气湿度有密切关系。要在这短暂的时间内实现有效传粉，有效的途径之一是提高传粉强度，因为传粉强度越大，有活力的花粉和有接受能力的柱头相遇的机会也就越大，传粉成功的可能性越大。遗憾的是野外观察时没有统计传粉强度，致使在分析传粉强度对结实的影响仍停留在直观和定性描述的水平上。所幸本项目正从传粉与交配系统时空变化的关系方面进一步深入，可望弥补这一缺憾。

3.2.2 昆虫的传粉效率　这里所指的传粉效率是昆虫携带花粉和使柱头受粉的能力。传粉效率与昆虫的个体大小和携带花粉的能力有关。头胸部宽与花朵直径相近的昆虫在采访时，将柱头和花药挤压到一边，柱头和花药与虫体有充分接触，传递花粉的机会大。小型昆虫只有爬上花药或柱头时才有传递花粉的可能。另外，体毛丰富的昆虫体表携带的花粉多，柱头与虫体表面的花粉接触的机会大，传粉效率高于体毛少而短的昆虫。在杭州石荠苎的传粉昆虫区系中，熊蜂、蜜蜂、土蜂的体宽与花冠筒直径相当，体毛多，传粉效率较高，绿条无垫蜂的一次采访使8朵花中5朵花的柱头带上花粉（表5）。然而，自然居群中，这类昆虫的数量很少，所以不是主要的传粉者。另一类传粉昆虫是淡脉隧蜂。这类昆虫体型较小，与柱头的接触机会小一些，但体毛丰富，且专门收集花粉，传粉效率还是比较高的。在上海淡脉隧蜂采访一次的11朵花中，3朵花的4个柱头带有花粉（表6）。更重要的是这类昆虫的数量较多，所以是主要的传粉者。叶舌蜂的个体数量虽然很多，但其体型小，体表毛不丰富，只采食而不收集花粉，传粉效率低（表5）。蛾蝶类仅吸食花蜜，传粉的效率就更低。

实验居群的传粉昆虫和自然居群的传粉昆虫在传粉效率方面的差异是明显的。蜜蜂是高效的传粉者，在实验居群的传粉昆虫区系中占绝对优势。然而自然居群中高效传粉者的比例不到所有采访昆虫的一半。低效昆虫的采访过的花朵，花朵酬物减少，从而降低高效昆虫对该花朵的兴趣，自然居群内个体间结实的较大差异可能与此有关。

表7　自然状况下的传粉效果

Table 7　The pollination efficiency at Hangzhou natural population in 1996.

flowers	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
anthers 4h later	+ +	+ +	+ +	+ +	+	+ +	+ +	+ +	−	+ +	+ +
anthers 10h later	+ +	+ +	+ +	+ +	+ +	+ +	+ +	+ +	−	+ +	+ +
anthers 28h later	+ +	+ +	+ +	+ +	+ +	+ +	+ +	+ +	+ +	+ +	+ +
stigmas 4h later	!	−	−	!	!	−	−	−	−	−	!
stigmas 10h later	!!	!!	!!	!!	!!	!!	!!	!!	−	!	!
stigmas 28h later	!!	!!	!!	!!	!!	!!	!!	!!	−	!!	!!

注：− 无变化；+ 一个花药的花粉失去；+ + 两个花药的花粉失去；! 一个柱头有花粉；!! 两个柱头均有花粉。

Note：− no change；+ one anther visited；+ + both anthers visited；! one stigma pollinated；!! both stigmas pollinated

3.3　关于“有效传粉”问题

北京实验居群的平均结实率在90%以上，而杭州自然居群的平均结实率只有45%～73%，早花植株的结实率更低。这种现象表明，如果有足够的传粉强度和高效的传粉昆虫，自然居群的结实率也可能大幅度提高。从杭州石荠苎自然居群的传粉效果（表7）来看，绝大多数的花朵可在花朵凋谢之前实现传粉，理论上应有较高的结实率，然而实际结实与最大结实（以实验居群为对照）相差显著（表3)。这种现象引发我们提出“有效传粉”的概念。有效传粉是指在柱头的可接受期内有足够多的有活力的花粉到达柱头。自然状态下，特别是在低传粉强度的情况下，昆虫携带的很可能是已经失去活力的花粉，没有或很少有活力的花粉被传给柱头。另一种情况是有活力的花粉到达柱头时，柱头已没有接受能力。从传粉的角度，实现有效传粉的途径是必须有一定的传粉强度和较高传粉效率的传粉昆虫。

3.4　杭州石荠苎的传粉和结实特点对维持居群稳定性的重要性

杭州石荠苎杭州居群与其他居群相比，具有居群大，所处的地点的气候条件比较优越，除干旱、防火割草和游人践踏外，没有其他大的干扰等有利条件。有利的气候条件维持了一定的传粉昆虫的活动，昆虫的活动保证了居群的延续和保持了开放授粉的特点，开放授粉的特性确保了该居群具有较高的遗传多样性。相比之下，生境条件比较恶劣的海岛居群（如普陀居群）和山地居群（如天台华顶山居群）由于传粉媒介的不稳定，已经更多地趋向于自花传粉。这些居群不仅遗传结构与杭州居群不同，而且形态也发生了分化（周世良，1995；周世良等，待发表)。所以，对于象杭州石荠苎杭州居群这样处于由异交与自交中间状态的类群，保持开放授粉的特性对维持该居群遗传上的稳定有重要意义。从近年来的情况看，杭州居群大小的波动非常大，传粉昆虫也随年份而有差别。维护杭州居群持续和稳

定可以通过操纵传粉昆虫区系的办法，即维持一定的有效传粉强度（如放养蜜蜂）便可保证居群不会因为结实方面的原因而消失。

参 考 文 献

周世良，1995. 石荠苎属的系统学和进化（博士学位论文）. 北京：中国科学院植物研究所系统与进化植物学开放研究实验室，166

周世良，潘开玉，洪德元，1996. 杭州石荠苎和石香薷的传粉生物学比较研究. 植物学报，**38**（7）：530～540

周世良，张方，王中仁等，1998. 杭州石荠苎的遗传多样性研究. 遗传学报，**25**（2）：173～180

Byers D, 1995. Pollen quantity and quality as explanations for low seed set in small populations exemplified by *Eupatorium* (Asteraceae). *Amer J Bot*, **82** (8): 1000～1006

Garwood N C, Horvitz C C, 1985. Factors limiting fruit and seed production of a temperate shrub, *Staphylea trifolia* L. (Staphyleaceae). *Amer J Bot*, **72**: 453～466

Guitian J P Guitian, Navarro L, 1996. Fruit set, fruit reduction, and fruiting strategy in *Cornus sanguinea* (Cornaceae). *Amer J Bot*, **83** (6): 744～748

Husband B C, Barrett S C H, 1992. Pollinator visitation in population of tristylous *Eichhornia paniculata* in northeastern Brazil. Oecologia, **89**: 365～371

Jennerston O, 1988. Pollination in *Dianthus deltoides* (Caryophyllaceae): effects of habitat fragmentation on visitation and seed set. *Conservation Biology*, **2**: 359～366

Johnston M O, 1991. Pollen limitation of female reproduction in *Lobelia cardinalis* and *L. siphilitica*. *Ecology*, **72**: 1500～1503

Karoly K, 1992. Pollinator limitation in the facultatively autogamous annual, Lupinus anus (Leguminosae). *Amer J Bot*, **79**: 49～56

Koptur S, 1984. Outcrossing and pollinator limitation of fruit set: breeding systems of neotropical Ingo trees (Fabaceae: Mimosoideae). *Evolution*, **38**: 1130～1143

McDade L A, Davidar P, 1984. Determinants of fruit and seed set in *Pavonia dasypetula* (Malvaceae). *Oecologia*, **64**: 61～67

Snow A A, 1982. Pollination intensity and potential seed set in *Passiflora vitifolia*. *Oecologia*, **55**: 231～237

Sutherland S, 1986. Pattern of fruit－set: what controls fruit－flower ratios in plants? *Evolution*, **40** (1): 117～128

Zimmerman M, Pyke G H, 1988. Reproduction in *Polemonium*: assessing the factors limiting seed set. *Amer Natur*, **131**: 723～738